

MODELOS POPULACIONAIS MATRICIAIS (MPMs) APLICADOS À
ECOLOGIA: UM GUIA GENTIL À TEORIA E PRÁTICA

Gabriel S. Santos ^{1,*}

1 - Pós-graduação em Ecologia e Evolução, Universidade do Estado do Rio de Janeiro

* santos.gabriel@gmail.com

Material suplementar completo: https://github.com/Ecosantos/MPM_Gentil

Apêndice 2: https://ecosantos.github.io/MPM_Gentil/

Nota: O presente manuscrito é uma versão bastante preliminar que irá fazer parte da minha tese de doutorado e até o final de 2021 estará disponível em uma versão preprint (bioRxiv ou Preprints.org). Futuramente o artigo será submetido como revisão à *Oecologia Australis*. Sinta-se à vontade para apontar erros e/ou sugestões, particularmente na atual fase de desenvolvimento do manuscrito. Todas as sugestões serão consideradas, juntamente com a necessidade de nomear nos agradecimentos ou convidar para co-autoria.

RESUMO: Representar matematicamente os ciclos de vidas dos organismos a partir de modelos matriciais (MPMs) tem sido uma ferramenta poderosa para as mais diversas questões ecológicas e evolutivas. Apesar de ser uma ferramenta essencial nos estudos demográficos, os MPMs continuam sendo subutilizados. Uma explicação potencial para a subutilização dos modelos matriciais pode ser o pouco encorajamento que estudantes ou jovens pesquisadores para explorar suas potencialidades. MPMs geralmente não estão presentes nos livros textos básicos em ecologia e a literatura especializada pode ser bastante desafiadora, principalmente quando conceitos básicos de álgebra de matrizes não foram previamente ensinados durante a formação desses pesquisadores. O resultado disso é uma bibliografia restrita, aplicações dos MPMs concentradas nos Estados Unidos e Europa, além de uma literatura com muitos erros conceituais. Apresentar uma introdução gentil aos MPMs parte de uma tentativa de popularizar suas aplicações desde os anos iniciais da formação do pesquisador não familiarizado, seja com a língua inglesa ou com os conceitos matemáticos relativos à essa literatura. Dessa forma, o objetivo aqui é apresentar o ganho em considerar uma população estruturada (aquela em que cada indivíduo contribui para a população de acordo com seu peso, idade, sexo ou outra variável), o desenvolvimento teórico dos MPMs, algumas aplicações relevantes para estudos ecológicos, além das propriedades matemáticas essenciais dos MPMs – muitas das vezes difíceis de serem entendidas. Por fim, oferecemos nos apêndices formulações matemáticas e exercícios práticos no software R. Esperamos que esse manuscrito seja a primeira parada daqueles estudantes e pesquisadores interessados a adentrar na literatura dos modelos populacionais matriciais.

Palavras-chave: Análise de viabilidade Populacional, Demografia, Modelagem populacional, Dinâmica de populações, Ensino de ecologia, Estocasticidade ambiental., Histórias de vida

INTRODUÇÃO/BACKGROUND:

Imagine um pesquisador interessado em conservar a população de uma espécie ameaçada ou manejar uma população de espécie invasora em uma determinada área de proteção ambiental. Se a espécie é ameaçada e a população está declinando na área de estudo pode haver a necessidade de um manejo no sentido de garantir que a população cresça ou mantenha-se estável, e no caso da proliferação de uma população invasora, pode ser necessário realizar o manejo para removê-la ou controlá-la. Em ambos os casos, o manejo precisa ser feito da maneira mais eficiente possível, uma vez que os recursos financeiros e de pessoal são geralmente limitados.

Para que qualquer manejo seja feito de forma eficiente, é necessário compreender o ciclo de vida das espécies de interesse e identificar quais idades ou estágios contribuem mais para o crescimento populacional (Starfield 1997, Morris and Doak 2002). O manejo em estágios diferentes do ciclo de vida das espécies possui resultados diferentes e podem ser otimizados se escolhidos adequadamente (*e.g.* Campbell et al. 2020, Zucaratto et al. 2020). Por exemplo, os investimentos para permitir que indivíduos adultos de Chinookes *Oncorhynchus tshawytscha*, uma espécie de salmão da América do Norte, alcancem a cabeceira dos rios para se reproduzir é crítico, uma vez que esses salmões reproduzem uma única vez e depois morrem (Kareiva et al. 2000). Sendo assim, é impossível, ou pouco provável, que um manejo eficiente seja possível desconsiderando o retorno desses salmões às cabeceiras dos rios (Kareiva et al. 2000). Por outro lado, espécies com vidas longas e múltiplos eventos reprodutivos como é o caso de tartarugas marinhas, diferentes propostas de manejo podem ser realizadas focando em diferentes partes do ciclo de vida dessas espécies (Crouse et al. 1987, Cuddington et al. 2013).

Para diversas espécies o manejo só é possível, ou economicamente viável, em estágios específicos do ciclo de vida. Voltando ao caso das tartarugas marinhas, apesar

de medidas de proteção com focos diferentes estágios de vida serem possíveis (*i.e.* ovos, filhotes, jovens e adultos), o monitoramento e proteção dos ninhos tem sido a estratégia mais adotada, apesar de ser bem conhecido que apenas um número bastante baixo de filhotes chegará a fase reprodutiva para contribuir ativamente para o crescimento populacional (*e.g.* $< 0,01\%$ para tartaruga cabeçuda *Caretta caretta*) (Frazer 1986). Apesar de não ser a estratégia que necessariamente tenha o maior retorno *per capita* para a população, provavelmente essa é a estratégia mais adotada pela sua facilidade e baixo investimento necessário quando comparado com a proteção de indivíduos adultos que se dispersam pelo oceano e requerem esforços internacionais de conservação (Crouse et al. 1987, Benton and Grant 1999, Campbell et al. 2020).

Cada fase no ciclo de vida dos indivíduos representa desafios diferentes à reprodução e sobrevivência (Charlesworth 1993). Uma forma simples de lidar com os diferentes momentos do ciclo de vida para o crescimento populacional é a partir de representações gráficas desses ciclos, divididos em estágios ontogenéticos ou classes etárias (Silvertown et al. 1993, Van Tienderen 1995) (Figura 1). Nesses gráficos, a contribuição de cada estágio/classe etária para o próximo é representada por setas, indicando a probabilidade de transição desses indivíduos de um estágio para outro ou o número médio de indivíduos produzidos por cada estágio (Figura 1) (Ebert 1999). Esse tipo de representação gráfica pode facilmente ser “traduzida” na forma de uma matriz de transição. Essa matriz de transição, geralmente denotada pela letra **A** possui número de linhas e colunas iguais aos estágios/classes etárias do ciclo de vida e cada célula, denotada por a_{ij} , equivale a uma seta da representação gráfica do ciclo de vida. Chamamos então a representação matricial do ciclo de vida de *Modelo Populacional Matricial* – *MPM* (Figura 2).

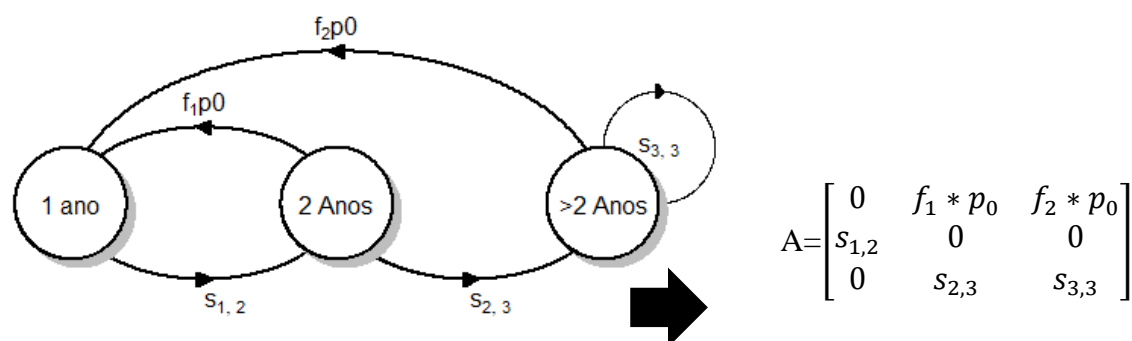


Figura 1. À esquerda, ciclo de vida de uma espécie de lontra (*Lontra canadensis*) e à direita sua respectiva representação matricial publicada em Gorman *et al.* (2008). Os nós (círculos) representam as classes etárias e as setas representam as transições entre as classes etárias. As letras S e f representam a sobrevivência e a reprodução de cada classe etária *i* para *j* respectivamente. À direita temos o respectivo Modelo Populacional Matricial – MPM, para a população representada.

Modelos populacionais matriciais (MPMs) são uma poderosa ferramenta para

sumarizar as complexas histórias de vida e suas respostas à variação ambiental (Caswell et al. 1997, Crone et al. 2011a, Griffith et al. 2016). Após mais de cinco décadas desde que foram propostas pela primeira vez, diversas abordagens analíticas e extensões do MPMs continuam surgindo para os mais diversos fins (Shyu and Caswell 2014, Colchero et al. 2019, Capdevila et al. 2020). Apesar dos diversos usos dos MPMs e as inúmeras abordagens que vêm sendo elaboradas, podemos distinguir três categorias de abordagens:

1) *abordagens descritivas* (e comparativa) dos atributos da história de vida como longevidade, tempo de geração e estratégia reprodutiva (*e.g.* Crone et al. 2011b, Taylor et al. 2011, Salguero-Gómez 2017); 2) *abordagens preditivas* (ou *prospectivas*), geralmente interessadas em modelar a projeção do crescimento populacional para verificar a viabilidade da população em diferentes cenários, por exemplo (*e.g.* MENGES 1990, Doak et al. 1994, Carter et al. 1999, Campbell et al. 2020); e 3) *abordagens retrospectivas*, caracterizando os efeitos ambientais nos parâmetros demográficos

(Villellas et al. 2013, McDonald et al. 2017, Maldonado-Chaparro et al. 2018). Essas três abordagens serão explicadas aqui com exemplos práticos (com dados e scripts em R) disponíveis no apêndice 2.

Recentemente, os MPMs disponíveis na literatura científica foram organizadas e disponibilizadas para qualquer um interessado (*open-access*) sob um constante processo de atualização e checagem dos dados para plantas (COMPADRE, Salguero-Gómez et al. 2015) e animais (COMADRE, Salguero-Gómez et al. 2016). Essas bases de dados, em sua 6ª e 4ª edições respectivamente, disponibilizam atualmente mais de 10000 matrizes referentes à mais de 1000 estudos de 1125 espécies. O volumoso acervo demográfico disponível nesses bancos de dados, associado à diversas ferramentas para análise dos MPMs, impulsionaram o estudo demográfico para um patamar sem precedentes e um campo fértil de análises comparativas e teste de hipóteses ecológicas e evolutivas (Burns et al. 2010, Griffith et al. 2016). Apesar dos avanços no estudo demográfico de populações naturais, o uso e análise dos MPMs nunca se estabeleceu de fato nas regiões tropicais, inclusive no Brasil. Enquanto a América do Norte e Europa concentram a maioria dos estudos disponibilizados nas bases de dados COMADRE e COMPADRE, apenas uma pequena proporção é originária da América do Sul (28 espécies referente a 24 estudos), com o Brasil representando 6,2% do total de estudos (Salguero-Gómez et al. 2015, 2016b) (apêndice 2).

Estudos comparativos com viés de localidade, particularmente subamostrando locais com grande diversidade de histórias de vida como as regiões tropicais, podem gerar informações pouco precisas. Isso porque, nem sempre populações ambientes tropicais e temperados respondem igualmente às mudanças ambientais (Feeley et al. 2017, Sheldon 2019a). Por exemplo, espécies de plantas e ectotérmicos tropicais parecem ter capacidade reduzida de se adaptar às variações em temperatura (e consequentemente às mudanças

climáticas) quando comparados com espécies semelhantes em regiões temperadas (Gunderson and Stillman 2015, Sheldon 2019b). Resultados como estes reforçam a urgência em preencher as lacunas de informações sobre a dinâmica populacional de espécies de diferentes grupos taxonômicos e regiões do globo para melhorar a capacidade de predição e manejo da biodiversidade global frente às mudanças climáticas (Feeley et al. 2017).

Duas possíveis causas para a falta de estudos na região neotropical são: 1) a ausência de treinamento matemático necessário para compreender as técnicas empregadas a partir dos MPMs; e 2) a dificuldade em garantir recursos de forma continuada para projetos de longa duração com foco no monitoramento de uma única população. A primeira causa parece ser um problema geral para pesquisadores no mundo inteiro (Nisbet 2007, Robinson et al. 2018) visto que frequentemente está ausente nos livros textos de ecologia (*e.g.* Odum 2007, Ricklefs 2010) e consequentemente na formação inicial da maioria dos pesquisadores (Kendall et al. 2019). A falta de recursos, por sua vez, é um problema ainda mais severo em países com baixos investimentos em ciência, o que inclui toda a região Neotropical (Jordão 2019).

Considerando a lacuna de uso dos MPMs na América Latina, estimular o ensino de técnicas para construção e interpretação dos MPMs para abordar questões ecológicas pode aumentar nossa capacidade de investigar diversas questões ecológicas (Caswell 2001, Metcalf and Pavard 2007, Sutherland et al. 2013, Salguero-Gómez et al. 2018). A fim de fornecer um ponto de partida para aqueles que desejam utilizar esses modelos em questões práticas, fornecemos aqui um panorama do estado da arte, exemplos práticos de aplicações documentada nos apêndices desse manuscrito. Sempre que possível fornecemos os códigos e detalhamos as etapas da análise utilizando o software R. O interesse maior deste trabalho é tornar o uso dos MPMs mais atraente e fornecer um atalho

na extensa literatura, que por vezes se mostra densamente matemática e talvez pouco convidativa, para aqueles que decidirem investigar questões ecológicas e/ou evolutivas utilizando esses métodos.

DESENVOLVIMENTO HISTÓRICO E PROPRIEDADES MATEMÁTICAS DOS MPMs

Modelos populacionais matriciais são uma forma de incorporar matematicamente a estrutura da população. Essa estrutura pode ser na proporção sexual (Shyu and Caswell 2016, Eberhart-Phillips et al. 2018), genotípica (Coulson et al. 2006, 2010, Lande et al. 2017) ou mais frequentemente a partir do seu desenvolvimento (estágios ontogenéticos ou classe etária) (Salguero-Gómez et al. 2018). Em todos os casos, os mesmos princípios podem ser entendidos como uma extensão da formulação básica de modelos populacionais: o modelo “BIDE” (Lebreton et al. 2009).

Qualquer população pode ser modelada a partir do seu número de indivíduos N iniciais numa amostragem no tempo t , denotado por N_t , e os processos demográficos que ocorrem no intervalo de tempo entre a primeira amostragem, realizada no tempo t e uma segunda amostragem em $t + 1$, denotado por N_{t+1} . Esses processos demográficos são sempre: entrada de novos indivíduos na população, que pode ser por nascimentos (B) ou imigração (I), e a saída de indivíduos nessa população por mortes (D) ou emigração (E). Matematicamente podemos então dizer que a população em $t + 1$ é: $N_{t+1} = N_t + B + I - D - E$, também referido como modelo BIDE.

Diversas vezes é difícil, ou mesmo impossível, quantificar a contribuição da imigração (I) e emigração (E) para o crescimento populacional. Isso porque raramente é possível determinar se um indivíduo morreu ou se deslocou para outra população

(emigrou). Da mesma forma, é muito difícil determinar se um indivíduo encontrado naquela população pela primeira vez foi nascido ali ou imigrou de outra área. Também existe o caso em que as imigrações e emigrações podem representar uma fração desprezível da população local em termos de número de indivíduos. Esse pode ser o caso por exemplo de peixes em pequenos lagos ou algumas espécies com baixa mobilidade em fragmentos florestais isolados. À essas populações, onde imigração e emigração podem ser desprezadas, já que seu crescimento populacional é (quase) inteiramente determinado por nascimentos (B) e mortes (D), dá-se o nome de *populações fechadas*. Essas populações podem ser modeladas então apenas por: $N_{t+1} = N_t + B - D$. A falta de contribuição de informações sobre migração e emigração nos MPMs é mais um problema da dificuldade de estimar esses parâmetros em campo do que de como incluí-los nos MPMs. Dessa forma, para simplificar, iremos assumir aqui que estamos sempre trabalhando com uma população fechada nos exemplos mostrados.

Voltando ao modelo populacional BIDE, percebe-se que utilizando a fórmula $N_{t+1} = N_t + B + I - D - E$, os indivíduos não podem ser diferenciados entre si. Se estivéssemos modelando a população de uma borboleta, por exemplo, é como se assumíssemos que ovos e lagartas contribuem para a população tanto quanto os indivíduos adultos reprodutivos. Outra possibilidade seria utilizarmos apenas os indivíduos reprodutivamente maduros em nossa contagem mas assim estaríamos contando com uma pequena fração da verdadeira população. Para evitarmos esse tipo de simplificação precisamos desmembrar a nossa população N em diferentes classes etárias ou estágios ontogenéticos (*e.g.* ovos, lagartas e adultos) que serão denotados por i . Dessa forma teremos um número de indivíduos N em cada estágio i , ou seja N_i (*e.g.* n° de ovos, n° de lagartas e n° de adultos). Esses indivíduos podem ser agrupados de acordo com as semelhanças nos processos demográficos que ocorrem nesses estágios (Ebert 1999).

Esses processos demográficos são intuitivamente diferentes se pensarmos em ovos, lagartas e insetos adultos, pois é claro que cada indivíduo experimenta diferentes ambientes e ameaças, além de frequentemente se alimentar de forma bastante diferente em cada uma das fases do seu ciclo de vida. Essa diferença pode não ser tão clara quando construímos modelos matriciais a partir de idades.

Para fins de simplicidade, vamos considerar uma população fechada de borboletas monitorada ano após ano. Nesse caso, o número de indivíduos numa segunda amostragem será o resultado da eq. 1.

$$N_{t+1} = N_t + B - D \quad \text{eq. 1}$$

Essa mesma equação, que desconsidera que os indivíduos contribuem de forma diferenciada para o crescimento populacional pode ser estendida para que os processos demográficos que ocorrem em cada estágio ontogenético sejam considerados. Como estamos assumindo que essa população é fechada – sem imigração e emigração – os únicos processos demográficos importantes são: a probabilidade de sobrevivência de um estágio ontogenético para outro, s_i (um ovo se tornar uma lagarta, e uma lagarta um indivíduo adulto) e a reprodução dos indivíduos adultos f_i . Dessa forma a equação 1 pode ser estendida da seguinte forma:

$$N_{t+1} = (N_{lagartas,t} * s_{lagartas}) + (N_{adultos,t} * s_{adultos}) + (N_{adultos,t} * f_{adultos} * s_{ovos}) \quad \text{eq. 2}$$

A eq.2 nada mais é do que o número de ovos, lagartas e adultos encontrados na primeira amostragem, tempo t , e que sobreviveram até nossa segunda amostragem, $t+1$. A sobrevivência desses indivíduos é representada pelos dois primeiros termos da eq.2: $(N_{lagartas,t} * s_{lagartas}) + (N_{adultos,t} * s_{adultos})$. Além dos indivíduos que sobreviveram, também teremos aqueles que nasceram entre a primeira e segunda amostragem t e $t+1$ e

se desenvolveram até o estágio de lagarta, respectivamente. Esses novos indivíduos são aqueles produzidos pelos indivíduos maduros e é representado pelo último termo da nossa eq. 2: $(N_{adultos,t} * F_{adultos} * S_{ovos})$. Perceba que, como os ovos geralmente tiveram tempo suficiente para eclodir entre uma amostragem e outra, as lagartas que vemos são o resultado daqueles ovos que sobreviveram e eclodiram durante o intervalo das amostragens (Ebert 1999). A eq.2 pode então ser expressa no formato de uma matriz (**A**) que será o nosso MPM, eq. 3.

$$N_{t+1} = A * N_t, \quad \text{eq. 3}$$

ou, seguindo os princípios matemáticos da multiplicação de matrizes (detalhados no apêndice 1), a mesma fórmula pode ser representada em sua forma estendida:

$$\begin{pmatrix} N_{lagartas,t+1} \\ N_{adultos,t+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & F_{adulto} * S_{ovo} \\ S_{lagarta} & S_{adulto} \end{pmatrix} * \begin{pmatrix} N_{lagartas,t} \\ N_{adultos,t} \end{pmatrix} \quad \text{eq.4}$$

Transformar os ciclos de vida em modelos matriciais permitiu que a ecologia de populações fizesse uso de diversas técnicas desenvolvidas ao longo dos três séculos de estudo das propriedades algébricas de matrizes (Stewart 1993). Ainda assim o uso dos MPM permaneceu negligenciado por mais duas décadas até as publicações de Lefkovitch (1965) e Keyfitz (1964). Em suas publicações, os autores ampliaram a noção de como os ecólogos e demógrafos poderiam analisar a contribuição dos indivíduos para o crescimento populacional de acordo com as diferentes fases dos seus ciclos de vida (Salguero-Gómez et al. 2015).

Para começarmos a explorar as técnicas aplicadas aos MPMs precisamos primeiro compreender duas medidas clássicas nos modelos populacionais matriciais a qual grande parte das técnicas aplicadas ao manejo e conservação se baseiam: (1) o cálculo do *autovalor dominante* e (2) as *derivadas parciais* dos elementos da matriz. A partir dessas duas métricas, descritas abaixo, uma série de aplicações para a ecologia e evolução são

possíveis (Caswell 2001). Aqui, resumimos e apresentamos diversas dessas aplicações em tópico próprio a seguir e na tabela 1 do apêndice 1.

Para entender os conceitos de autovalor dominante e das derivadas parciais, podemos começar pelo significado biológico do autovalor. Para isso, basta imaginarmos nossa matriz A apresentada na figura 1 e 2 sendo multiplicada anualmente pelos vetores de abundância N gerados ao longo do tempo t que varia de 1 a 10 anos, ou seja, $N_2 = A * N_1$, $N_3 = A * N_2$, ..., $N_{10} = A * N_9$. Se mantivermos nossa matriz A constante, a população começará a apresentar, em algum momento, uma taxa de crescimento (ou declínio) constante, assim como a proporção de indivíduos em cada idade ou classe etária (Figura 3). Ao alcançar esse momento, o crescimento populacional (λ), será sempre exatamente igual ao maior *autovalor dominante* da matriz (Figura 3), e é chamado de crescimento assintótico, denotado por λ_1 . A formulação matemática para encontrar o autovalor manualmente é apresentado no apêndice 1 e de forma automatizada no R no apêndice 2.

O crescimento populacional pode então ser calculado de duas maneiras distintas (Ebert 1999): a partir da diferença do tamanho populacional entre uma amostragem e outra (N_{t+1}/N_t), ou a partir do autovalor dominante do MPM. Apesar de em ambos os casos o crescimento populacional ser representado por λ , iremos nos referir ao crescimento assintótico como λ_1 (Caswell 2001) (e.g. Figura 2).

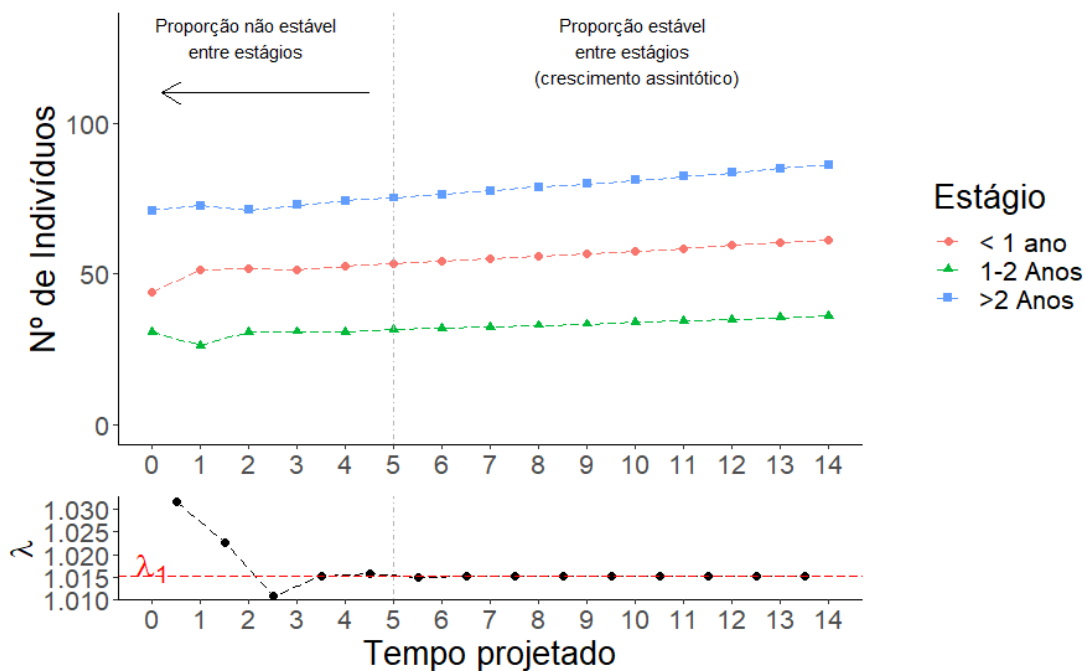


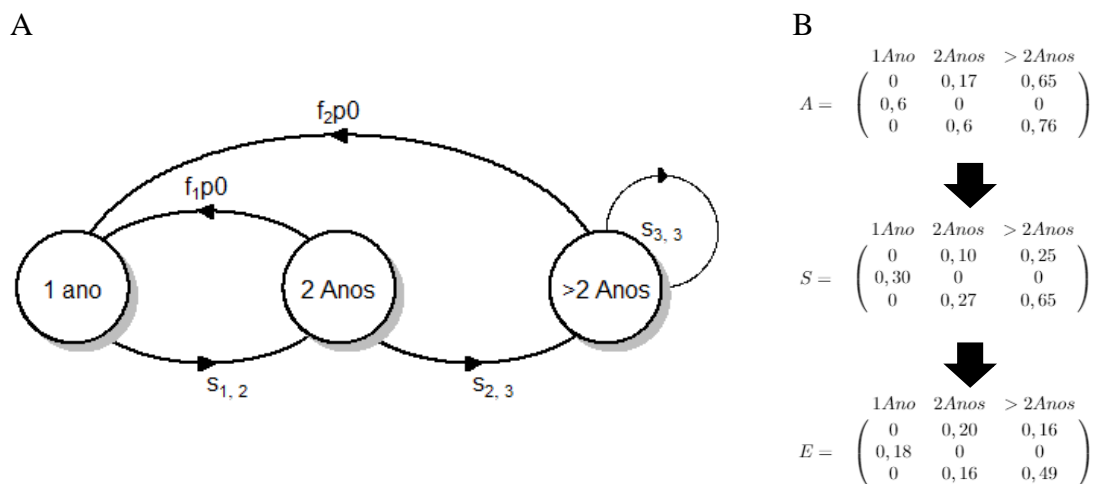
Figura 2. Projeção do ciclo de vida de *Lontra canadensis* apresentada na figura 1 a partir de um nº inicial de indivíduos aleatório. Acima podemos ver o crescimento no número de indivíduos em cada classe etária. Abaixo é mostrado o crescimento populacional calculado a partir de cada ano (N_{t+1}/N_t) comparado com o valor do crescimento populacional assintótico λ_1 .

Se utilizarmos ainda essa mesma matriz **A** que usamos para o cálculo do λ_1 , qualquer alteração que fizermos nos parâmetros demográficos da nossa população irá gerar uma mudança no crescimento populacional assintótico λ_1 (Morris and Doak 2002). Ao efeito no λ_1 , gerado por essa mudança, dá-se o nome de *sensibilidade* (Morris and Doak 2002). A sensibilidade pode ser calculada tanto a partir da derivada parcial dos elementos da matriz (Apêndice 1 e 2), quanto iterativamente, ou seja, realizando manualmente pequenas mudanças e verificando a diferença gerada no valor de λ_1 (Morris and Doak 2002, Bieber and Ruf 2005) (Apêndice 2).

Perceba que valores de sensibilidade para parâmetros demográficos diferentes como sobrevivência e fecundidade frequentemente não são comparáveis (Van Tienderen 1995, 2000). Isso ocorre porque, qualquer mudança aplicada à alguma taxa de

296 sobrevivência, que necessariamente varia entre 0 a 1, terá um efeito proporcionalmente
 297 muito maior do que se fosse aplicada ao recrutamento, que pode variar de 0 até centenas
 298 (de ovos) ou milhares (de sementes) por exemplo. Uma alternativa é reescalonar o efeito
 299 dessa contribuição de forma que teremos a contribuição proporcional de um dado
 300 parâmetro demográfico. A essa contribuição proporcional dá-se o nome de elasticidade,
 301 enquanto a sensibilidade seria então a contribuição absoluta.

302 A elasticidade pode ser uma métrica bastante interessante para facilitar a
 303 comunicação dos resultados dos modelos matemáticos com os tomadores de decisões.
 304 Utilizando a contribuição relativa dos parâmetros demográficos para o crescimento
 305 populacional - elasticidade, podemos ter inferências mais intuitivas como por exemplo:
 306 se aumentarmos a taxa de sobrevivência de uma espécie ameaçada em 10% teremos um
 307 aumento proporcional de X% na taxa de crescimento da população. (Van Tienderen 1995,
 308 2000) (Tabela 2, Figura 2B) (Apêndice 1).



309 *Figura 3. A) ciclo de vida de Lontra canadensis apresentado na Figura 1 agora com os*
 310 *valores dos parâmetros demográficos estimados. B) São apresentadas o modelo matricial*
 311 *(MPM) representado pela letra A, e os respectivos valores de Sensibilidade (S) e*
 312 *Elasticidade (E). Compare a matriz de sensibilidade com a matriz de elasticidade e*
 313 *perceba que nem sempre os parâmetros demográficos com maior contribuição absoluta*
 314 *serão aqueles com maior contribuição proporcional.*

Apesar da aparente complexidade, encontrar o autovalor dominante (λ_1) e seus autovetores pode ser feito a mão em matrizes 2 x 2, mas rapidamente se tornam complexas à medida que as dimensões das matrizes aumentam. Alguns exemplos dessas operações são disponibilizados no Apêndice 1 para o cálculo manual e no apêndice 2 as mesmas operações utilizando o software R. Para matrizes maiores e mais complexas, uma série de ferramentas estão disponíveis para esses cálculos, como por exemplo, os pacotes Popbio (Stubben and Milligan 2007), demogR (Jones 2007) e Popdemo (Stott et al. 2012) para o software R. Além disso, softwares como MATLAB® e até mesmo o Excel® (com o PopTools - Hood et al. 2010) contam com ferramentas semelhantes. O maior desafio, no entanto, é manter esses pacotes atualizados dado o rápido crescimento de técnicas disponíveis na literatura. Acreditamos que para aqueles estudantes e pesquisadores que queiram se aprofundar uma base de programação e matemática como fornecida aqui será de grande valia para que sejam capazes de navegar rapidamente por essa literatura e métodos que crescem rapidamente.

APLICAÇÕES ECOLÓGICAS: MANEJO, CONSERVAÇÃO E BIOLOGIA EVOLUTIVA

Uma vez compreendida as propriedades básicas dos MPMs como sensibilidade, elasticidade e autovetores, podemos então partir para a aplicação prática desses princípios nas mais diversas perguntas teóricas e aplicadas dentro da ecologia. Essas aplicações, que podem ser divididas em análises descritivas, prospectivas (projeção) e retrospectiva serão exemplificadas abaixo.

Abordagens comparativas e descrição dos parâmetros de história de vida

Os parâmetros demográficos informados nos MPMs refletem não apenas as respostas às variações ambientais, mas também o longo processo evolutivo em que a seleção natural tem atuado para moldar às estratégias de vida dessas espécies (Metcalf and Pavard 2007). Existe uma extraordinária diversidade de formas e estratégias de vida na natureza resultando da combinação de diferentes formas de sobreviver e se reproduzir (Healy et al. 2019). Apesar dessa diversidade de formas e estratégias, nem todas as combinações de reprodução e sobrevivência são possíveis (Baudisch 2011, Baudisch and Stott 2019). Isso acontece pois existe uma demanda conflitante (*trade-off*) entre a alocação de energia para a manutenção e crescimento dos organismos e sua reprodução, e vice versa (Jones and Tuljapurkar 2015). Além do *trade-off* na alocação da energia, também existem limitações fisiológicas, comportamentais ou morfológicas, que independente da energia direcionada à reprodução, limitam o tamanho da prole por período reprodutivo ou o a duração do intervalo reprodutivo.

Apesar da enorme diversidade de histórias de vida existente, toda essa diversidade tem sido satisfatoriamente agrupadas em dois eixos principais de história de vida (mas veja Salguero-gómez 2021): Um primeiro e talvez mais importante, um relativo ao tempo necessário para que o indivíduo se torne reprodutivamente maduro: chamado de contínuo *Fast-Slow* (Rápido-Devagar em português) e grau de semelparidade-iteroparidade (Promislow P. H. 1990, Dobson and Oli 2007, Salguero-Gómez 2017). No primeiro, o contínuo *Fast-Slow*, os organismos são organizados entre aquelas espécies com rápido amadurecimento e curta longevidade e aqueles com amadurecimento lento e longa longevidade (Promislow P. H. 1990). Plantas anuais e roedores por exemplo seriam incluídos no extremo “Fast” enquanto grandes mamíferos e diversas árvores seriam incluídas no extremo “Slow” desse mesmo contínuo (Fisher et al. 2001, Dobson and Oli

2007, Jones 2011, Salguero-Gómez 2017). Um segundo, e não menos importante, eixo das histórias de vida, agrupa as espécies de acordo com seu grau de semelparidade ou iteroparidade (Promislow P. H. 1990, Salguero-Gómez 2017, Healy et al. 2019). Esse eixo é relativo a como os indivíduos investem sua energia reprodutiva: em um extremo, espécies com um único evento reprodutivo, geralmente seguido da morte do indivíduo e em outro extremo espécies com múltiplos eventos reprodutivos ao longo da vida. Voltando aos nossos exemplos iniciais do ciclo de vida das espécies, podemos classificar a espécie de salmão Chinook *Oncorhynchus sp.* como semélpara, enquanto as tartarugas marinhas com seus múltiplos eventos reprodutivos seriam espécies iteróparas. Existe uma longa literatura à cerca do desenvolvimento teórico e conceitual desses dois eixos descritivos das histórias de vida, de forma que aqui nos interessa apenas contextualizá-lo com o uso dos MPMs.

Para organizar as espécies ao longo desses dois eixos de estratégias de vida aspectos das histórias de vida dessas espécies têm sido calculadas a partir dos MPMs, como por exemplo, o tempo de geração, longevidade, idade da primeira reprodução, período com capacidade reprodutiva (Formulas disponíveis no anexo 1 e exemplo no anexo 2) (Salguero-Gómez 2017, Healy et al. 2019). Todas essas são características que podem ser incorporadas em abordagens comparativas para verificar como esses atributos da história de vida (tempo de geração, idade da primeira reprodução se manifestam na história evolutiva dessas espécies (Gaillard et al. 2005, Salguero-Gómez et al. 2016c). Essa abordagem tem auxiliado na compreensão de como as espécies evoluem ao longo dos dois principais eixos das estratégias de vida (Salguero-Gómez et al. 2016c, Healy et al. 2019) e como isso determina a capacidade desses organismos de resistir à diferentes pressões ambientais naturais e antrópicas (Salguero-Gómez et al. 2012, Salguero-Gómez 2017).

O uso de MPMs tem permitido investigar padrões ecológicos e evolutivos das histórias de vida conforme os dois maiores eixos de história de vida. Salguero-Gómez (2017) ao investigar MPMs de 625 espécies mostra que conjuntos específicos de estratégias de vida parecem ser determinante para a capacidade de recuperar suas populações após distúrbios, formar populações invasoras, além de habitar diferentes condições de aridez ao longo do globo. Capdevilla *et al.* (2020) demonstra que organismos terrestres apresentam uma maior variedade de estratégias de vida diferenciada, especialmente por uma maior longevidade em plantas terrestres e uma maior frequência de eventos reprodutivos em animais aquáticos. Um terceiro eixo de história de vida, “Demographic buffering” foi recentemente sugerido por Salguero-Gómez (2021) que representaria como as espécies são capazes de tamponar os efeitos da variação ambiental ao longo dos seus ciclos de vida. Esse terceiro eixo seria uma representação de como as populações lidam com a variação temporal em suas taxas vitais (e.g. sobrevivência e fecundidade em cada classe etária). Discutimos um pouco o Demographic buffering ao final do artigo.

Apesar dos avanços feitos, uma série de questões permanecem pouco compreendidas. Por exemplo, como os atributos funcionais (aquelas características das espécies que estão diretamente relacionadas à performance dos indivíduos, e.g. tamanho corporal [Violle et al. 2007]) estão ligados à essas diferenças estratégias de vida? Como esses atributos funcionais determinam a longevidade e processo de senescência dessas espécies? Responder perguntas como essas podem ser especialmente interessantes para tornar projeções demográficas, como análises de viabilidade populacional (PVA, ver abaixo) mais acuradas e fornecer novas perspectivas sobre processos evolutivos (Jones et al. 2008, Valenzuela-Sánchez et al. 2021). Além disso, se for possível saber com precisão como os atributos funcionais determinam as histórias de vida e eventualmente os

parâmetros demográficos, diversas inferências de como as populações devem responder às mudanças climáticas ou distúrbios antrópicos podem ser feitas a partir de estimativas rápidas dos atributos funcionais mais importantes para a performance dos indivíduos e não apenas a partir de estudos demográficos, que geralmente necessitam de longos períodos de amostragem (geralmente anos) e são muito custosos (Salguero-Gómez et al. 2018). Como iremos discutir a seguir, muitas vezes não há disponibilidade de dados para projeções populacionais que acabam sendo feitas com dados de espécies mais semelhantes (Coulson et al. 2001). A escolha desses valores, no entanto, pode resultar em estimativas pouco acuradas e que poderiam ser melhores caso houvesse parâmetros auxiliares para estimá-los.

Abordagens preditivas aplicadas ao manejo

Voltemos ao exemplo inicial que trata de um pesquisador interessado em modelar o crescimento populacional de uma espécie ameaçada em uma determinada área de estudo. A primeira informação que esse pesquisador pode estar interessado é na possibilidade de prever a persistência (ou extinção) da população estudada – uma Análise de Viabilidade Populacional (AVP). Utilizando as propriedades matemáticas dos MPMs e as respectivas técnicas de sensibilidade e elasticidade, fica fácil aplicarmos AVPs na população estudada. Isso porque as análises de viabilidade populacional (AVPs) são basicamente a projeção do tamanho populacional, como mostrado na equação 1, até um tempo t de interesse (como fizemos na figura 2). Geralmente opta-se por representar simulações até um período que englobe o passar de algumas gerações sob diferentes condições hipotéticas de manejo ou estresse (distúrbio) (*e.g.* Coutinho, 2007; Medici, 2010; Gatti et al., 2011; Medici e Desbiez, 2012; Diniz e Brito, 2013). As AVPs fornecem então duas informações importantes para o manejo dessas populações: (1) qual a

probabilidade de extinção da população em um determinado período de tempo; e (2) qual a magnitude em que distúrbios simulados afetam a população.

A dinâmica de uma população e sua probabilidade de extinção dependem de inúmeros fatores exógenos (*e.g.* competição, estocasticidade de recursos e condições climáticas favoráveis) e endógenos (*e.g.* *pool* genético, estocasticidade demográfica, capacidade suporte) (Morris and Doak 2002). Todos esses fatores podem ser facilmente adicionados aos modelos de viabilidade populacional, porém requerem grande investimento de tempo e recursos para serem estimados em campo e raramente estão disponíveis (Starfield 1997, Coulson et al. 2001, Coutts et al. 2016). A alternativa mais comum é elaborar as AVPs com uma mistura de variáveis estimadas em campo, como sobrevivência, fecundidade e *pool* gênico e adicionar informações mais difíceis de serem coletadas a partir de outras populações estudadas e/ou palpites de especialistas baseado na literatura (Crone et al. 2013, Coutts et al. 2016). A precisão dos parâmetros informados à análise de viabilidade populacional e o tempo de projeção são dois fatores que afetam severamente o resultado das estimativas (Morris and Doak 2002). Primeiro, porque a precisão das predições é diretamente proporcional à precisão dos parâmetros informados. Segundo, porque as incertezas associadas aos parâmetros se acumulam a cada simulação, reduzindo gradualmente a precisão dos resultados para projeções mais longas.

Existe uma grande popularidade em torno dos pacotes estatísticos destinados aos AVPs bem como uma grande variedade de pacotes destinados a esses fins (Brook et al. 1999). Apesar da popularidade e dos interessantes resultados obtidos nas análises de viabilidade populacional, as conclusões possíveis são geralmente mais conservadoras, restritas a identificar quais parâmetros demográficos são mais importantes para o crescimento populacional e como eles podem ser manejados para os fins de conservação ou controle (Ellner and Fieberg 2003).

464 Alternativamente aos modelos de viabilidade populacional, o cálculo das
465 sensibilidade e elasticidades, utilizando apenas as propriedades matemáticas básicas dos
466 MPMs, podem fornecer estimativas simplificadas mas robustas da contribuição dos
467 parâmetros demográficos para o crescimento populacional (Wisdom and Mills 1997,
468 Morris and Doak 2002, Bieber and Ruf 2005). Essas estimativas são bastante robustas,
469 mesmo quando há poucos dados disponíveis, e podem ser extrapoladas, desde que com
470 cuidado, a partir de espécies com histórias de vida semelhante (Coutts et al. 2016).
471 Adicionalmente, os valores de sensibilidade e elasticidade podem ser facilmente
472 integrados com modelos econômicos, ponderando a relação custo \times benefício das ações
473 propostas, por exemplo (Kerr et al. 2016). Os MPMs fornecem ainda duas informações
474 essenciais com bastante precisão – o tempo de geração e velocidade de recuperação dessas
475 populações (Apêndice 1,2). A primeira é essencial para que possamos projetar as AVP de
476 forma a incluir, de forma precisa, a quantidade de gerações que pretendemos avaliar nas
477 análises de AVPs. O uso de modelos matriciais para análises de AVP pode representar
478 uma alternativa simples, eficiente e eventualmente mais precisa para tomada de decisões
479 do que métodos mais complexos que fazem uso de inúmeras informações demográficas
480 (e frequentemente ausentes) como as análises utilizando o software Vórtex (Lacy 1993).

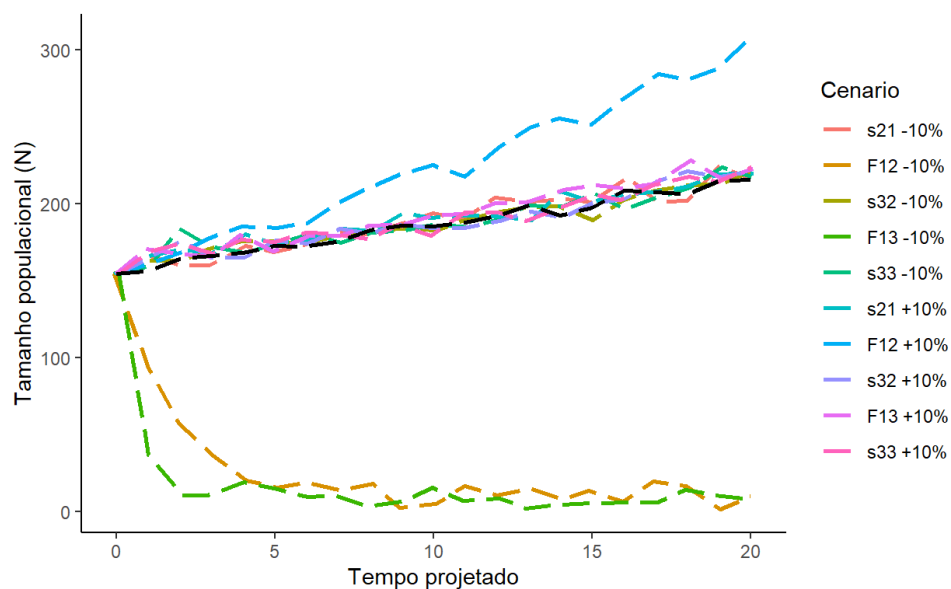
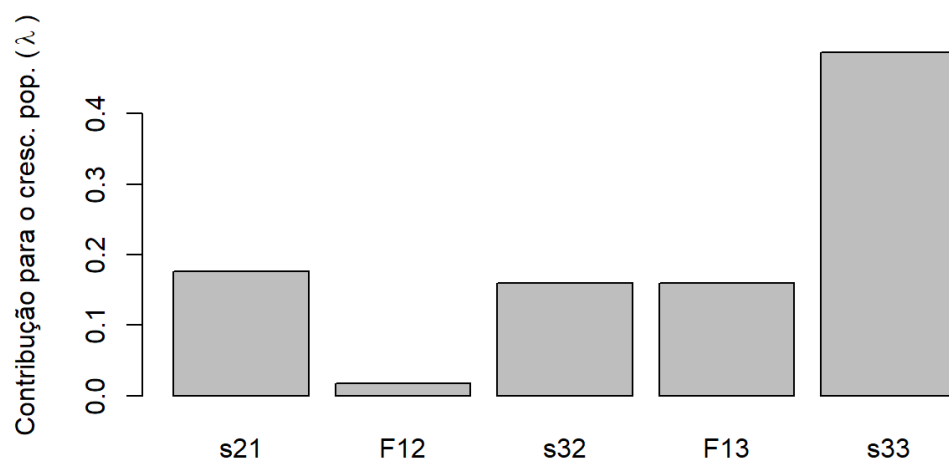


Figura 4. A contribuição relativa de cada parâmetro demográfico para o crescimento populacional; B - simulação do tamanho populacional para os 20 anos seguintes mantendo a matriz de transição (em preto) e realizando intervenções que aumentem ou diminua em 10% os valores observados de cada elemento da matriz mantendo os demais elementos fixos.

488 **Caracterização dos efeitos ambientais nos parâmetros demográficos**

489 As análises de viabilidade populacional são projeções simulando os possíveis
490 resultados se algo (ou nada) for feito para manejar a população durante o período de
491 tempo analisado. Apesar das diversas aplicações possíveis para os AVPs, eles nada dizem
492 sobre como essas populações têm sido afetadas pelas variáveis de interesse até o
493 momento. Se quisermos entender como a população tem sido afetada pelos fatores
494 antrópicos ou pelas variações ambientais, por exemplo, precisamos olhar para trás (com
495 análises retrospectivas) ao invés de olhar o futuro (análises prospectivas)(Horvitz et al.
496 1997). Para isso, precisamos observar a população (ou múltiplas populações) de interesse
497 sob as diferentes condições ambientais ou impactos antrópicos e comparar sua (suas)
498 performance(s) – frequentemente expressa em termos de crescimento populacional. A
499 partir daí diversas técnicas estatísticas podem ajudar a destrinchar as causas da variação
500 entre a população ou as múltiplas populações que estamos estudando.

501 Ao avaliar a variação temporal no ciclo de vida como um todo, é possível uma
502 visão muito mais ampla do que teríamos investigando cada processo demográfico
503 separadamente, ou apenas o resultado geral desses processos – a taxa de crescimento
504 populacional (Horvitz et al. 1997). Isso acontece porque nem toda variação tem efeito
505 igual no crescimento populacional e para que o impacto real da variação seja avaliado
506 deve-se levar em consideração a contribuição de cada parâmetro demográfico para o
507 crescimento populacional (e.g. via elasticidade ou sensibilidade) (Santos et al. 2021).
508 Uma forma de verificar de forma detalhada os processos demográficos que geraram as
509 mudanças de taxa de crescimento é utilizando as propriedades matemáticas dos MPMs a
510 partir do método chamado de experimento de tabela de vida (*Life Table Response*
511 *Experimente – LTRE*).

Experimentos de tabela de vida são, como o próprio nome dá a entender, uma avaliação experimental dos processos ecológicos que estão determinando os parâmetros demográficos e consequentemente o crescimento na população de interesse. Apesar do termo experimento, trabalhos que utilizam a técnica de LTRE são geralmente baseados em observações de campo entre subpopulações ou populações diferentes separadas no espaço ou no tempo. Dessa forma é possível que características do espaço (tipo de solo, altitude, composição florestal, etc.) ou mesmo da flutuação ambiental ao longo do tempo (diferenças entre anos) sejam utilizadas como variáveis preditoras das mudanças nos parâmetros demográficos. Cada uma dessas informações será então considerada como um experimento e o foco da LTRE será então decompor a contribuição de cada experimento para o crescimento populacional. A decomposição da variância no LTRE é muito semelhante à ANOVA, sendo possível diferir entre experimentos com desenho aleatórios (quando as parcelas amostrais são aleatoriamente distribuídas) e experimentos com desenho fixo de um ou dois fatores (*one-way* e *two-way* anova) (quando as parcelas são delineadas para capturar efeitos específicos. A diferença da partição da variação entre a ANOVA e LTRE, é que no LTRE o desvio em relação à média será ponderado pela sensibilidade de cada elemento matriz enquanto na ANOVA tipicamente utiliza-se o método de mínimos quadrados. (Caswell 2001). Compare as equações abaixo 5 e 6, retiradas de Gotelli and Ellison (2010, pag.309) onde Y_{ij} e \bar{Y} representam o valor de cada observação e o valor médio dessas observações. Na equação 6, retirada de (Horvitz et al.(1997, pag. 256), a notação é diferente mas a essência permanece a mesma. Aqui, $\lambda^{(mn)}$ e $\lambda^{(\dots)}$ referem-se à performance de cada população (ou subpopulação) nas condições mn observadas em $\lambda^{(mn)}$, enquanto $\lambda^{(\dots)}$ refere-se à performance média gerada por todas as amostragens juntas.

$$SQ_{total} = \sum_i \sum_j (Y_{ij} - \bar{Y})^2 \quad \text{eq.5}$$

$$V(\lambda) = \sum_a \sum_{ij} (a_{ij}^{(mn)} - a_{ij}^{(\dots)})_{s_{ij}} \quad \text{eq.6}$$

536 Horvitz *et al.* 1997 apresentam um exemplo bastante detalhado de como aplicar
 537 uma análise de LTRE para destrinchar a contribuição das variações anuais e espaciais em
 538 uma população de uma espécie de arbusto *Calathea ovadensis*. Essa população foi
 539 amostrada anualmente durante cinco anos consecutivos (gerando quatro matrizes
 540 referente aos quatro intervalos de tempo amostrado) em quatro sítios diferentes. A
 541 contribuição de cada sítio e cada ano para o λ da população é apontado na Figura 7. Note
 542 que nesse caso os quatro sítios amostrais compõem a mesma população. Na equação 7
 543 apresentamos o MPM gerado a partir da média de todos os sítios amostrais e todos os
 544 anos.

$$\begin{matrix} & \begin{matrix} seed[1] & seedlings[2] & tiny[3] & small[4] & medium[5] & large[6] \end{matrix} \\ \begin{matrix} seed[1] \\ seedlings[2] \\ tiny[3] \\ small[4] \\ medium[5] \\ large[6] \end{matrix} & \left(\begin{array}{cccccc} 0.50 & 0.00 & 4.58 & 12.14 & 22.32 & 50.19 \\ > 0.01 & 0.00 & > 0.01 & 0.01 & 0.02 & 0.04 \\ 0.00 & 0.48 & 0.6 & 0.20 & 0.07 & 0.00 \\ 0.00 & 0.00 & 0.19 & 0.47 & 0.12 & 0.07 \\ 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.27 & 0.55 & 0.17 \\ 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.02 & 0.26 & 0.76 \end{array} \right) \end{matrix} \quad \text{eq.7}$$

545 Se, ao estudar essa população de *Calathea ovadensis*, os autores estivessem
 546 olhando apenas para a taxa de crescimento populacional teriam concluído que não há
 547 qualquer diferença significativa ou padrão entre os sítios amostrados (Figura 7A) e entre
 548 os anos (Figura 7C). Poderia até mesmo ser tentador assumir que os indivíduos nesses
 549 sítios mostraram uma performance equivalente e que não houve diferenças da variação
 550 ambiental no crescimento populacional. No entanto, utilizando a técnica de LTRE os
 551 autores puderam quantificar a contribuição de cada sítio amostral e de cada ano para o
 552 crescimento populacional. Ao desmembrar a contribuição de cada sítio amostral para a
 553 população de *Calathea ovadensis* estudada por Horvitz (Horvitz and Schemske 1995) foi

possível verificar que, enquanto os sítios amostrais 1 e 2 contribuíram positivamente para
 o crescimento populacional, os sítios 3 e 4 contribuíram de forma negativa, sendo a
 contribuição negativa do sítio amostral 4 bastante acentuada (Figura 7B). Além disso,
 pode-se verificar que a variação anual frequentemente contribuiu de forma negativa para
 o crescimento populacional com exceção do primeiro intervalo de tempo amostrado
 (Figura 7D). Uma vez em posse dessas informações, pode-se expandir a possibilidade de
 perguntas ecológicas a serem exploradas. Por exemplo, pode-se investigar se as
 diferenças na contribuição para o crescimento em cada sítio ou ano amostrado estão
 associadas com a proximidade de as áreas de maior qualidade ambiental (Villellas et al.
 2013), tamanho dos fragmentos florestais (Bruna and Oli 2005), características do solo
 (Maldonado-Chaparro et al. 2018) entre outras inúmeras possibilidades.

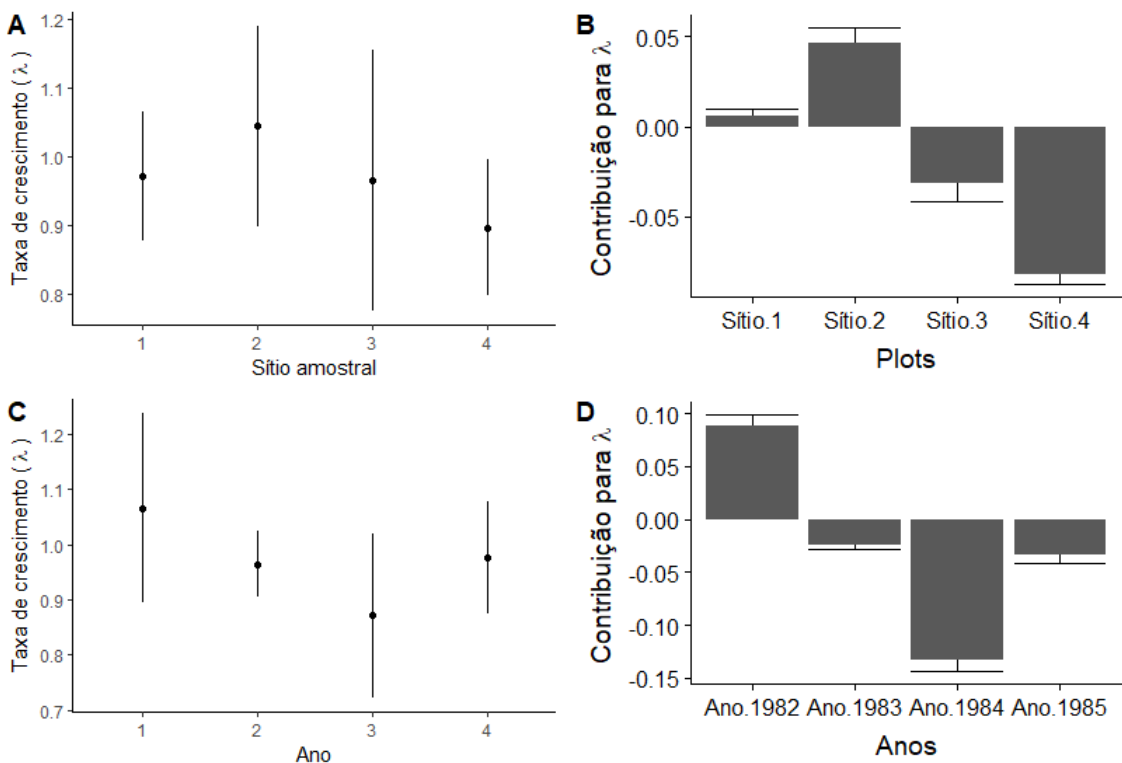


Figura 5. Comparação entre a taxa de crescimento de subpopulações *Calathea ovoidensis*
 em diferentes anos e sítios amostrais. Em A e C a taxa de crescimento é representada com
 o desvio padrão enquanto que em B e D estão representadas a contribuição de cada sítio
 amostral e cada ano para o crescimento populacional após a decomposição da variância
 realizada pela técnica de LTRE.

Utilizando o método de LTRE podemos ainda investigar como a variação em cada parâmetro demográfico contribuiu para o crescimento populacional entre os sítios e os anos amostrados. No caso da população de *Calathea ovadensis* estudada por Horvitz *et al.* (1997) podemos ver isso claramente. A variação que mais impactou o crescimento populacional ao longo dos anos amostrados foram os indivíduos que “pulavam” do estágio de jovens (com baixa contribuição para o recrutamento) para indivíduos pequenos (a53). Além dele, que permaneciam como indivíduos pequenos entre uma amostragem e outra (a44) e os indivíduos que depois de atingirem os maiores tamanhos passavam por um processo de redução de sua área foliar e retornavam a investir mais no recrutamento (a68 e a57). É interessante ressaltar que a variação naqueles parâmetros demográficos que mais variaram ao longo do tempo (sempre relacionados ao recrutamento) não necessariamente contribuiu mais para o crescimento populacional, isso provavelmente devido à baixa contribuição proporcional desses parâmetros (a13, a16, a17, a18).

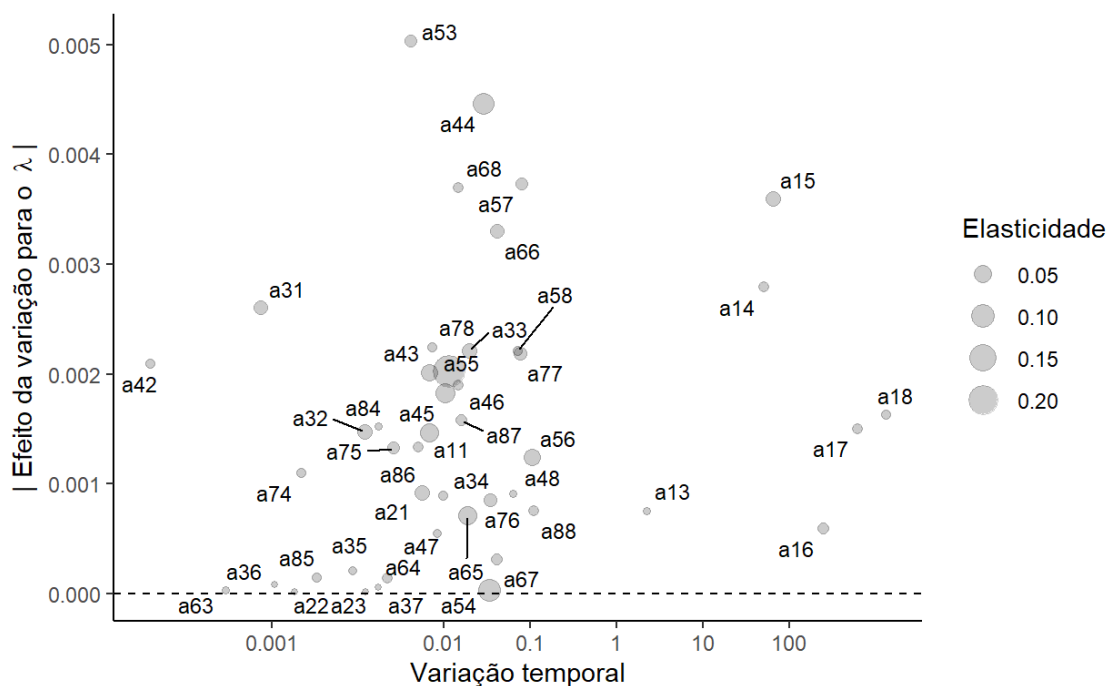


Figura 6. Maior variação nas taxas vitais nem sempre significa maior contribuição para o crescimento populacional. Nesta figura está representada a magnitude de entre o efeito da variação temporal em cada elemento da matriz para o crescimento populacional da população de *Calathea ovoidensis* utilizada como exemplo. Na figura a letra *a* representa cada elemento da matriz e os números significam a linha e a coluna na matriz respectivamente. Por exemplo, os elementos a14, a15 e a16 representam a produção de sementes por plantas nas categorias “small” “medium” e “large” respectivamente. Outros exemplos incluem, a21 e a66 que representam o número de sementes que viraram plantas e a proporção de indivíduos na categoria “large” que permaneceram como “large” entre um censo e outro, respectivamente.

Apesar das inúmeras causas de variação dos parâmetros demográficos, a forma como os parâmetros demográficos variam ao longo do tempo parece seguir alguns padrões. Por exemplo, é bastante frequente haver uma relação negativa entre a contribuição de um determinado parâmetro demográfico para o crescimento populacional e o quanto ele varia ao longo do tempo. A hipótese mais aceita para esse padrão, chamada de tamponamento demográfico (*Demographic buffering* - em inglês) foi inicialmente proposta por Pfister (1998) e assume que os parâmetros demográficos mais importante devem variar menos temporalmente pois estariam sob maior pressão seletiva. Dessa forma, qualquer mudança nesses parâmetros teria mais chances de empurrar a população para a extinção (Pfister 1998, Hilde *et al.* 2020). Apesar desse padrão estar longe de ser

universal ele parece se mostrar bastante consistente, tendo sido encontrado em plantas e vários vertebrados (Hilde *et al.* 2020). Esse também parece ser o caso de *Calathea ovadensis* também (Figura 9). Apesar disso, a própria definição de “buffering” precisa de ajustes e muito mais é necessário para entendermos os processos evolutivos e predições ecológicas que podem ser feitas a partir daí (Santos et al. 2021, Salguero-Gómez 2021). A compreensão dos mecanismos de “buffering” nos processos demográficos pode ser um grande passo para aumentar a acurácia de predições da viabilidade populacional frente às mudanças climáticas e outros impactos antrópicos, além de impulsionar questões evolutivas. O uso de MPMs para investigar os mecanismos de buffering e seus padrões ao longo das histórias de vida é apenas uma das inúmeras possibilidades no uso do MPM juntamente com todos os métodos bem estabelecidos discutidos até o momento.

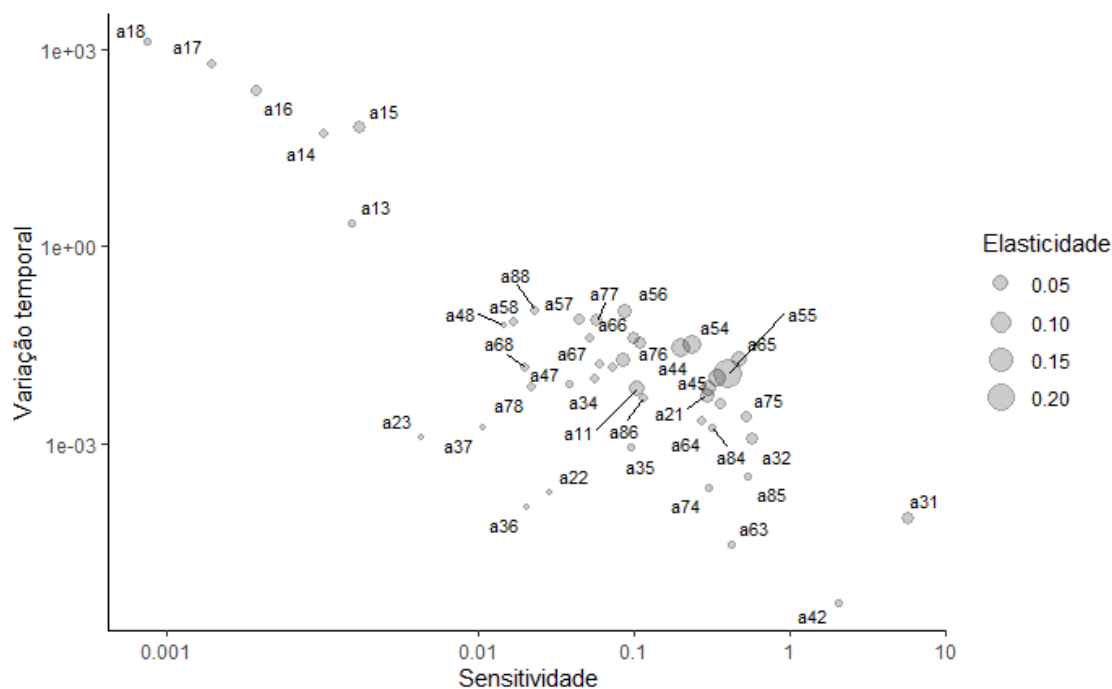


Figura 9. Relação negativa entre a variação temporal e a contribuição de cada taxa vital (elemento da matriz) para o crescimento populacional como sugerido pela “Demographic buffering hypothesis” (hipótese de tamponamento demográfico) para *Calathea ovadensis*.

624 **AVANÇANDO COM OS MPMs**

625 Diversos avanços metodológicos em termos de modelos matriciais de populações
626 têm sido desenvolvidos nas últimas décadas (muitos deles citados na introdução deste
627 texto), tornando o uso do MPMs ainda mais amplo e acurado. Paralelo a isso, há a
628 necessidade de dados que complementem as lacunas taxonômicas e biogeográficas pois
629 grande parte dos estudos comparativos seguem restritos às regiões temperadas e são
630 fortemente enviesados para populações de espécies ameaçadas de extinção, invasoras ou
631 de interesse humano. Adicionalmente, é importante ressaltar que, mesmo estudos
632 demográficos sendo naturalmente de média à longa duração (raramente um único ciclo
633 reprodutivo), não há razão para apresentar apenas um modelo matricial médio da
634 população. Múltiplos modelos matriciais para uma mesma população, representando a
635 resposta das populações em períodos sazonais, por exemplo, podem abrir uma gama
636 enorme de possibilidades para melhor compreendermos as possíveis respostas das
637 populações às variações ambientais (e.g. Figura 7, 8 e 9).

638 Assim como qualquer ferramenta matemática e estatística, é natural a existência
639 de limitações e a tentativa de melhoramentos ou o surgimento de ferramentas alternativas
640 para resolver essas limitações. Muitas dessas extensões foram citadas ao longo desse texto
641 e cobrir todas as extensões em detalhes ou mesmo que de forma sucinta ocuparia um
642 espaço enorme e incoerente com a proposta desse manuscrito. Já entre as críticas
643 recorrentes aos modelos matriciais, é necessário destacar a necessidade da divisão dos
644 indivíduos em categorias. Diversas críticas apontam a classificação das categorias
645 utilizadas nos MPMs como arbitrárias e com pouco sentido biológico, principalmente
646 quando as relações investigadas são geralmente contínuas, por exemplo, a idade. Apesar
647 das alegações de uma divisão arbitrária entre grupos, diversos métodos objetivos podem
648 ser aplicados para separar esses grupos de forma consistente a partir de análises

estatísticas (Ramula et al. 2019) ou a partir do conhecimento prévio da história de vida desses organismos (Morris and Doak 2002).

Independente das soluções encontradas para contornar o problema da classificação dos indivíduos, uma nova abordagem, chamada de Integral Projection Model (IPM) tenta analisar de forma contínua a transição dos organismos ao longo da idade, tamanho, peso ou outras variáveis contínuas que sirvam como um *proxy* para a performance do indivíduo. Enquanto que os MPMs são baseados em álgebra de matriz, os IPMs são baseados num processo matemático chamado integração numérica. Na prática, a integração numérica é bastante complicada e computacionalmente inviável para esses fins. A alternativa para os IPMs então é, durante o processo de construção e análise de um IPM, os ciclos de vida das espécies são representados como uma matriz (igual os MPMs), diferenciando-se apenas pelo tamanho da matriz que inclui intervalos tão pequenos entre cada classe etária (se construído a partir de idade) que dão a impressão que estamos analisando os dados de forma contínua. Esses métodos de integração numérica poderiam receber um manuscrito próprio neste mesmo formato e por isso não foram abordados aqui. De qualquer forma basta saber que independente da teoria matemática por detrás dos IPMs operacionalmente eles continuam sendo equivalentes aos MPMs e por isso, a escolha de um ou outro método não deve afetar as conclusões do estudo (Doak et al. 2021). Como operacionalmente o IPM acaba sendo tratado como uma matriz, todos os processos comentados até aqui e nos apêndices continuam iguais (Ellner et al. 2016). Na prática, tudo que é feito com MPM pode ser feito com IPM e vice-versa.

Por outro lado, MPMs podem ser bem mais intuitivos, requerem menos etapas em sua construção (Doak et al. 2021), e como consequência, é bem provável que os MPMs sejam mais fáceis de serem estendidos para outras aplicações, pelo menos nos próximos anos.

Enquanto que as possibilidades de uso dos MPMs (e consequentemente dos IPMs também) são inúmeras e estendidas a cada ano, a disponibilidade e qualidade desses modelos parecem ser uma fonte mais imediata e difícil de solucionar nos próximos anos. MPMs em geral requerem uma quantidade bastante grande de esforço amostral e um conhecimento técnico que raramente é ensinado no treinamento básico de ecólogos. A falta de recursos logísticos e financeiros para a aquisição de dados é um problema que foge do escopo desse manuscrito. Porém com este trabalho é possível cumprir o objetivo de contribuir para a melhor formação dos ecólogos e eventualmente otimizar os recursos financeiros e logísticos a partir do uso dos MPMs. Disseminar o uso de MPMs entre jovens pesquisadores e facilitar seu acesso à literatura passa, inevitavelmente, pela elaboração de conteúdos como esse manuscrito. Independente da disponibilidade de recursos financeiros e logísticos, apenas a partir de uma maior difusão das potencialidades e da literatura existente em MPMs será possível completar as lacunas de conhecimento na dinâmica populacional de espécies globalmente.

AGRADECIMENTOS

Agradeço à Dra. Maja Kajin e ao Dr. Rodrigo Zucaratto pelas sugestões na versão inicial desse manuscrito e à Amanda S. dos Santos pelos comentários na versão final do manuscrito. Também agradeço em adianto aqueles que vierem a contribuir e posteriormente serão nominados aqui. O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001

REFERENCIAS

- Baudisch, A. 2011. The pace and shape of ageing. *Methods in Ecology and Evolution* 2:375–382.
- Baudisch, A., and I. Stott. 2019. A pace and shape perspective on fertility. *Methods in Ecology and Evolution* 10:1941–1951.
- Benton, T. G., and A. Grant. 1999. Elasticity analysis as an important tool in evolutionary and population ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 14:467–471.
- Bieber, C., and T. Ruf. 2005. Population dynamics in wild boar *Sus scrofa*: Ecology, elasticity of growth rate and implications for the management of pulsed resource consumers. *Journal of Applied Ecology* 42:1203–1213.
- Brook, B. W., J. R. Cannon, R. C. Lacy, C. Mirande, and R. Frankham. 1999. Comparison of the population viability analysis packages GAPPS, INMAT, RAMAS and VORTEX for the whooping crane (*Grus americana*). *Animal Conservation* 2:23–31.
- Bruna, E. M., and M. K. Oli. 2005. Demographic effects of habitat fragmentation on a tropical herb: Life-table response experiments. *Ecology* 86:1816–1824.
- Burns, J. H., S. P. Blomberg, E. E. Crone, J. Ehrlén, T. M. Knight, J. B. Pichancourt, S. Ramula, G. M. Wardle, and Y. M. Buckley. 2010. Empirical tests of life-history evolution theory using phylogenetic analysis of plant demography. *Journal of Ecology* 98:334–344.
- Campbell, M. A., M. J. Connell, S. J. Collett, V. Udyawer, T. L. Crewe, A. McDougall, and H. A. Campbell. 2020. The efficacy of protecting turtle nests as a conservation

719 strategy to reverse population decline. *Biological Conservation* 251:108769.

720 Capdevila, P., I. Stott, M. Beger, and R. Salguero-Gómez. 2020. Towards a
721 Comparative Framework of Demographic Resilience. *Trends in Ecology and*
722 *Evolution*:1–11.

723 Carter, J., A. S. Ackleh, B. P. Leonard, and H. Wang. 1999. Giant panda (*Ailuropoda*
724 *melanoleuca*) population dynamics and bamboo (subfamily *Bambusoideae*) life
725 history: A structured population approach to examining carrying capacity when the
726 prey are semelparous. *Ecological Modelling* 123:207–223.

727 Caswell, H. 2001. Matrix population models: Construction, analysis, and interpretation.
728 Page Matrix population models: Construction, analysis, and interpretation.

729 Caswell, H., R. M. Nisbet, A. M. de Roos, and S. Tuljapurkar. 1997. Structured-
730 Population Models: Many Methods, a Few Basic Concepts. Page Structured-
731 Population Models in Marine, Terrestrial, and Freshwater Systems.

732 Charlesworth, B. 1993. Natural selection on multivariate traits in age-structured
733 populations. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 251:47–52.

734 Colchero, F., O. R. Jones, D. A. Conde, D. Hodgson, F. Zajitschek, B. R. Schmidt, A. F.
735 Malo, S. C. Alberts, P. H. Becker, S. Bouwhuis, A. M. Bronikowski, K. M. De
736 Vleeschouwer, R. J. Delahay, S. Dummermuth, E. Fernández-Duque, J.
737 Frisenvænge, M. Hesselsøe, S. Larson, J. F. Lemaître, J. McDonald, D. A. W.
738 Miller, C. O'Donnell, C. Packer, B. E. Raboy, C. J. Reading, E. Wapstra, H.
739 Weimerskirch, G. M. While, A. Baudisch, T. Flatt, T. Coulson, and J. M. Gaillard.
740 2019. The diversity of population responses to environmental change. *Ecology*
741 *Letters* 22:342–353.

742 Coulson, T., T. G. Benton, P. Lundberg, S. R. X. Dall, and B. E. Kendall. 2006. Putting
743 evolutionary biology back in the ecological theatre: A demographic framework
744 mapping genes to communities. *Evolutionary Ecology Research* 8:1155–1171.

745 Coulson, T., G. M. Mace, E. Hudson, and H. Possingham. 2001. The use and abuse of
746 population viability analysis. *Trends in Ecology and Evolution* 16:219–221.

747 Coulson, T., S. Tuljapurkar, and D. Z. Childs. 2010. Using evolutionary demography to
748 link life history theory, quantitative genetics and population ecology. *Journal of*
749 *Animal Ecology* 79:1226–1240.

750 Coutts, S. R., R. Salguero-Gómez, A. M. Csörgő, and Y. M. Buckley. 2016.
751 Extrapolating demography with climate, proximity and phylogeny: approach with
752 caution. *Ecology Letters* 19:1429–1438.

753 Crone, E. E., M. M. Ellis, W. F. Morris, A. Stanley, T. Bell, P. Bierzychudek, J. Ehrlén,
754 T. N. Kaye, T. M. Knight, P. Lesica, G. Oostermeijer, P. F. Quintana-Ascencio, T.
755 Ticktin, T. Valverde, J. L. Williams, D. F. Doak, R. Ganesan, K. Mceachern, A. S.
756 Thorpe, and E. S. Menges. 2013. Ability of matrix models to explain the past and
757 predict the future of plant populations. *Conservation Biology* 27:968–978.

758 Crone, E. E., E. S. Menges, M. M. Ellis, T. Bell, P. Bierzychudek, J. Ehrlén, T. N.
759 Kaye, T. M. Knight, P. Lesica, W. F. Morris, G. Oostermeijer, P. F. Quintana-
760 Ascencio, A. Stanley, T. Ticktin, T. Valverde, and J. L. Williams. 2011a. How do
761 plant ecologists use matrix population models? *Ecology Letters* 14:1–8.

762 Crone, E. E., E. S. Menges, M. M. Ellis, T. Bell, P. Bierzychudek, J. Ehrlén, T. N.
763 Kaye, T. M. Knight, P. Lesica, W. F. Morris, G. Oostermeijer, P. F. Quintana-
764 Ascencio, A. Stanley, T. Ticktin, T. Valverde, and J. L. Williams. 2011b. How do
765 plant ecologists use matrix population models? *Ecology Letters* 14:1–8.

766 Crouse, T. D., L. B. Crowder, and H. Caswell. 1987. A Stage-Based Population Model
767 for Loggerhead Sea Turtles and Implications for Conservation. *Ecology* 68:1412–
768 1423.

769 Cuddington, K., M. J. Fortin, L. R. Gerber, A. Hastings, A. Liebhold, M. O’connor, and
770 C. Ray. 2013. Process-based models are required to manage ecological systems in
771 a changing world. *Ecosphere* 4:1–12.

772 Doak, D. F., E. Waddle, R. E. Langendorf, A. M. Louthan, N. Isabelle Chardon, R. R.
773 Dibner, D. A. Keinath, E. Lombardi, C. Steenbock, R. K. Shriver, C. Linares, M.
774 Begoña Garcia, W. C. Funk, S. W. Fitzpatrick, W. F. Morris, and M. L. Peterson.
775 2021. A critical comparison of integral projection and matrix projection models for
776 demographic analysis. *Ecological Monographs* 0.

777 Doak, D., P. Kareiva, and B. Klepetka. 1994. Modeling population viability for the
778 desert tortoise in the western Mojave Desert. *Ecological Applications* 4:446–460.

779 Dobson, F. S., and K. M. Oli. 2007. Fast and slow life histories of mammals.
780 *Ecoscience* 14:292–299.

781 Eberhart-Phillips, L. J., C. Küpper, M. C. Carmona-Isunza, O. Vincze, S. Zefania, M.
782 Cruz-López, A. Kosztolányi, T. E. X. Miller, Z. Barta, I. C. Cuthill, T. Burke, T.
783 Székely, J. I. Hoffman, and O. Krüger. 2018. Demographic causes of adult sex
784 ratio variation and their consequences for parental cooperation. *Nature*
785 *Communications* 9.

786 Ebert, T. A. 1999. *Populations Methods in Demography*. *Methods & Demography*.

787 Ellner, S. P., D. Z. Childs, and M. Rees. 2016. *Data-driven Modelling of Structured*
788 *Populations*.

789 Ellner, S. P., and J. Fieberg. 2003. Using PVA for management despite uncertainty:
790 Effects of habitat, hatcheries, harvest on salmon. *Ecology* 84:1359–1369.

791 Feeley, K. J., J. T. Stroud, and T. M. Perez. 2017. Most ‘global’ reviews of species’
792 responses to climate change are not truly global. *Diversity and Distributions*
793 23:231–234.

794 Fisher, D. O., I. P. F. Owens, and C. N. Johnson. 2001. The ecological basis of life
795 history variation in marsupials. *Ecology* 82:3531–3540.

796 Frazer, N. B. 1986. Survival from Egg to Adulthood in a Declining Population of
797 Loggerhead Turtles, *Caretta caretta*. *Herpetologica* 42:47–55.

798 Gaillard, J. M., N. G. Yoccoz, J. D. Lebreton, C. Bonenfant, S. Devillard, A. Loison, D.
799 Pontier, and D. Allaine. 2005. Generation time: A reliable metric to measure life-
800 history variation among mammalian populations. *American Naturalist* 166:119–
801 123.

802 Gorman, T. A., B. R. McMillan, J. D. Erb, C. S. Deperno, and D. J. Martin. 2008.
803 Survival and cause-specific mortality of a protected population of river otters in
804 Minnesota. *American Midland Naturalist* 159:98–109.

805 Gotelli, N. J., and A. M. . Ellison. 2010. *Princípios de Estatística em Ecologia*. Page
806 System.

807 Griffith, A. B., R. Salguero-Gómez, C. Merow, and S. McMahon. 2016. Demography
808 beyond the population. *Journal of Ecology* 104:271–280.

809 Gunderson, A. R., and J. H. Stillman. 2015. Plasticity in thermal tolerance has limited
810 potential to buffer ectotherms from global warming. *Proceedings of the Royal*
811 *Society B: Biological Sciences* 282.

812 Healy, K., T. H. G. Ezard, O. R. Jones, R. Salguero-Gómez, and Y. M. Buckley. 2019.
813 Animal life history is shaped by the pace of life and the distribution of age-specific
814 mortality and reproduction. *Nature Ecology and Evolution* 3:1217–1224.

815 Hilde, C. H., M. Gamelon, B. E. Sæther, J. M. Gaillard, N. G. Yoccoz, and C. Pélabon.
816 2020. The Demographic Buffering Hypothesis: Evidence and Challenges. *Trends*
817 *in Ecology and Evolution* 35:523–538.

818 Horvitz, C. C., and D. W. Schemske. 1995. Spatiotemporal variation in demographic
819 transitions of a tropical understory herb: Projection matrix analysis. *Ecological*
820 *Monographs* 65:155–192.

821 Horvitz, C., D. W. Schemske, and H. Caswell. 1997. The Relative “Importance” of
822 Life-History Stages to Population Growth: Prospective and Retrospective
823 Analyses. Pages 247–271 *Structured-Population Models in Marine, Terrestrial, and*
824 *Freshwater Systems*. Springer US, Boston, MA.

825 Jones, J. H. 2007. DemogR: A package for the construction and analysis of age-
826 structured demographic models in R. *Journal of Statistical Software* 22:1–28.

827 Jones, J. H. 2011. Primates and the evolution of long, slow life histories. *Current*
828 *Biology* 21:R708–R717.

829 Jones, J. H., and S. Tuljapurkar. 2015. Measuring selective constraint on fertility in
830 human life histories. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112:8982–
831 8986.

832 Jones, O. R., J. M. Gaillard, S. Tuljapurkar, J. S. Alho, K. B. Armitage, P. H. Becker, P.
833 Bize, J. Brommer, A. Charmantier, M. Charpentier, T. Clutton-Brock, F. S.
834 Dobson, M. Festa-Bianchet, L. Gustafsson, H. Jensen, C. G. Jones, B. G. Lillandt,

835 R. McCleery, J. Merilä, P. Neuhaus, M. A. C. Nicoll, K. Norris, M. K. Oli, J.
836 Pemberton, H. Pietiäinen, T. H. Ringsby, A. Roulin, B. E. Saether, J. M. Setchell,
837 B. C. Sheldon, P. M. Thompson, H. Weimerskirch, E. Jean Wickings, and T.
838 Coulson. 2008. Senescence rates are determined by ranking on the fast-slow life-
839 history continuum. *Ecology Letters* 11:664–673.

840 Jordão, E. M. A. 2019. PhDs in Brazil are perishing even when they publish. *Nature*
841 human behaviour 3:1015.

842 Kareiva, P., M. Marvier, and M. McClure. 2000. Recovery and management options for
843 spring/summer chinook salmon in the Columbia River Basin. *Science* 290:977–
844 979.

845 Kendall, B. E., M. Fujiwara, J. Diaz-Lopez, S. Schneider, J. Voigt, and S. Wiesner.
846 2019. Persistent problems in the construction of matrix population models.
847 *Ecological Modelling* 406:33–43.

848 Lacy, R. 1993. VORTEX: a computer simulation model for population viability
849 analysis. *Wildlife Research* 20:45.

850 Lande, R., S. Engen, and B.-E. Sæther. 2017. Evolution of stochastic demography with
851 life history tradeoffs in density-dependent age-structured populations. *Proceedings*
852 *of the National Academy of Sciences*:201710679.

853 Lebreton, J. D., J. D. Nichols, R. J. Barker, R. Pradel, and J. A. Spendelov. 2009.
854 Chapter 3 Modeling Individual Animal Histories with Multistate Capture-
855 Recapture Models. Page *Advances in Ecological Research*. First edition. Elsevier
856 Ltd.

857 Maldonado-Chaparro, A. A., D. T. Blumstein, K. B. Armitage, and D. Z. Childs. 2018.

858 Transient LTRE analysis reveals the demographic and trait-mediated processes that
859 buffer population growth. *Ecology Letters* 21:1693–1703.

860 McDonald, J. L., M. Franco, S. Townley, T. H. G. Ezard, K. Jelbert, and D. J. Hodgson.
861 2017. Divergent demographic strategies of plants in variable environments. *Nature*
862 *Ecology and Evolution* 1.

863 MENGES, E. S. 1990. Population Viability Analysis for an Endangered Plant.
864 *Conservation Biology* 4:52–62.

865 Metcalf, C. J. E., and S. Pavard. 2007. Why evolutionary biologists should be
866 demographers. *Trends in Ecology and Evolution* 22:205–212.

867 Morris, W. F., and D. F. Doak. 2002. Quantitative conservation biology: theory and
868 practice of population viability analysis. Page Quantitative Conservation Biology:
869 Theory and Practice of Population Viability Analysis.

870 Nisbet, E. 2007. Cinderella science. *Nature* 450:789–790.

871 Odum, E. P. 2007. *Fundamentos de Ecologia*.

872 Pfister, C. A. 1998. Patterns of variance in stage-structured populations: Evolutionary
873 predictions and ecological implications. *Proceedings of the National Academy of*
874 *Sciences of the United States of America* 95:213–218.

875 Promislow P. H., D. E. L. and H. 1990. Living Fast and Dying Young, A Comparative
876 Analysis of Live History Variation among Mammals. *Journal of Zoology, London,*
877 *Lond.*, 220: 417-437. *Journal of the Zoological Society of London* 220:417–437.

878 Ramula, S., N. Z. Kerr, and E. E. Crone. 2019. Using statistics to design and estimate
879 vital rates in matrix population models for a perennial herb. *Population Ecology*:1–
880 11.

881 Ricklefs, R. E. 2010. A Economia da Natureza. Page A economia da Natureza.

882 Robinson, N. M., B. C. Scheele, S. Legge, D. M. Southwell, O. Carter, M. Lintermans,
883 J. Q. Radford, A. Skroblin, C. R. Dickman, J. Koleček, A. F. Wayne, J. Kanowski,
884 G. R. Gillespie, and D. B. Lindenmayer. 2018. How to ensure threatened species
885 monitoring leads to threatened species conservation. *Ecological Management and*
886 *Restoration* 19:222–229.

887 Salguero-gómez, R. 2021. The fast-slow continuum is not the end-game of life history
888 evolution, human or otherwise. [bioRxiv:2021.03.09.434595](https://doi.org/10.1101/2021.03.09.434595).

889 Salguero-Gómez, R. 2017. Applications of the fast–slow continuum and reproductive
890 strategy framework of plant life histories. *New Phytologist* 213:1618–1624.

891 Salguero-Gómez, R. 2021. The fast-slow continuum is not the end-game of life history
892 evolution, human or otherwise. [bioRxiv:2021.03.09.434595](https://doi.org/10.1101/2021.03.09.434595).

893 Salguero-Gómez, R., O. R. Jones, C. R. Archer, C. Bein, H. de Buhr, C. Farack, F.
894 Gottschalk, A. Hartmann, A. Henning, G. Hoppe, G. Römer, T. Ruoff, V. Sommer,
895 J. Wille, J. Voigt, S. Zeh, D. Viereg, Y. M. Buckley, J. Che-Castaldo, D.
896 Hodgson, A. Scheuerlein, H. Caswell, and J. W. Vaupel. 2016a. COMADRE: A
897 global data base of animal demography. *Journal of Animal Ecology* 85:371–384.

898 Salguero-Gómez, R., O. R. Jones, C. R. Archer, C. Bein, H. de Buhr, C. Farack, F.
899 Gottschalk, A. Hartmann, A. Henning, G. Hoppe, G. Römer, T. Ruoff, V. Sommer,
900 J. Wille, J. Voigt, S. Zeh, D. Viereg, Y. M. Buckley, J. Che-Castaldo, D.
901 Hodgson, A. Scheuerlein, H. Caswell, and J. W. Vaupel. 2016b. COMADRE: A
902 global data base of animal demography. *Journal of Animal Ecology* 85:371–384.

903 Salguero-Gómez, R., O. R. Jones, C. R. Archer, Y. M. Buckley, J. Che-Castaldo, H.

904 Caswell, D. Hodgson, A. Scheuerlein, D. A. Conde, E. Brinks, H. de Buhr, C.
 905 Farack, F. Gottschalk, A. Hartmann, A. Henning, G. Hoppe, G. Römer, J. Runge,
 906 T. Ruoff, J. Wille, S. Zeh, R. Davison, D. Viereg, A. Baudisch, R. Altwegg, F.
 907 Colchero, M. Dong, H. de Kroon, J.-D. Lebreton, C. J. E. Metcalf, M. M. Neel, I.
 908 M. Parker, T. Takada, T. Valverde, L. A. Vélez-Espino, G. M. Wardle, M. Franco,
 909 and J. W. Vaupel. 2015. The compadre Plant Matrix Database: an open online
 910 repository for plant demography. *Journal of Ecology* 103:202–218.

911 Salguero-Gómez, R., O. R. Jones, E. Jongejans, S. P. Blomberg, D. J. Hodgson, C.
 912 Mbeau-Ache, P. A. Zuidema, H. de Kroon, and Y. M. Buckley. 2016c. Fast–slow
 913 continuum and reproductive strategies structure plant life-history variation
 914 worldwide. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113:230–235.

915 Salguero-Gómez, R., W. Siewert, B. B. Casper, and K. Tielbörger. 2012. A
 916 demographic approach to study effects of climate change in desert plants.
 917 *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 367:3100–
 918 3114.

919 Salguero-Gómez, R., C. Violle, O. Gimenez, and D. Childs. 2018. Delivering the
 920 promises of trait-based approaches to the needs of demographic approaches, and
 921 vice versa. *Functional Ecology* 32:1424–1435.

922 Santos, G. S., R. Salguero-Gómez, A. T. C. Dias, and M. Kajin. 2021. To buffer or to be
 923 labile? A framework to disentangle demographic patterns and evolutionary
 924 processes. *bioRxiv*.

925 Sheldon, K. S. 2019a. Climate Change in the Tropics: Ecological and Evolutionary
 926 Responses at Low Latitudes. *Annual Review of Ecology, Evolution, and*
 927 *Systematics* 50:303–333.

928 Sheldon, K. S. 2019b. Climate Change in the Tropics: Ecological and Evolutionary
 929 Responses at Low Latitudes. *Annual Review of Ecology, Evolution, and*
 930 *Systematics* 50:303–333.

931 Shyu, E., and H. Caswell. 2014. Calculating second derivatives of population growth
 932 rates for ecology and evolution. *Methods in Ecology and Evolution* 5:473–482.

933 Shyu, E., and H. Caswell. 2016. A demographic model for sex ratio evolution and the
 934 effects of sex-biased offspring costs. *Ecology and Evolution* 6:1470–1492.

935 Silvertown, J., M. Franco, I. Pisanty, and A. Mendoza. 1993. Comparative Plant
 936 Demography--Relative Importance of Life-Cycle Components to the Finite Rate of
 937 Increase in Woody and Herbaceous Perennials. *The Journal of Ecology* 81:465.

938 Starfield, A. M. 1997. A Pragmatic Approach to Modeling for Wildlife Management.
 939 *The Journal of Wildlife Management* 61:261.

940 Stewart, G. W. 1993. On the early history of the singular value decomposition.

941 Stott, I., D. J. Hodgson, and S. Townley. 2012. Popdemo: An R package for population
 942 demography using projection matrix analysis. *Methods in Ecology and Evolution*
 943 3:797–802.

944 Stubben, C., and B. Milligan. 2007. Estimating and analyzing demographic models.
 945 *Journal Of Statistical Software* 22:1–23.

946 Taylor, P. D., S. A. Mackenzie, B. G. Thurber, A. M. Calvert, A. M. Mills, L. P.
 947 McGuire, and C. G. Guglielmo. 2011. Landscape Movements of Migratory Birds
 948 and Bats Reveal an Expanded Scale of Stopover. *PLoS ONE* 6:e27054.

949 Van Tienderen, P. H. 1995. Life cycle trade-offs in matrix population models. *Ecology*
 950 76:2482–2489.

- 951 Van Tienderen, P. H. 2000. Elasticities and the link between demographic and
952 evolutionary dynamics. *Ecology* 81:666–679.
- 953 Valenzuela-Sánchez, A., M. Q. Wilber, S. Canessa, L. D. Bacigalupe, E. Muths, B. R.
954 Schmidt, A. A. Cunningham, A. Ozgul, P. T. J. Johnson, and H. Cayuela. 2021.
955 Why disease ecology needs life-history theory: a host perspective. *Ecology Letters*
956 24:876–890.
- 957 Villellas, J., W. F. Morris, and M. B. Garcia. 2013. Variation in stochastic demography
958 between and within central and peripheral regions in a widespread short-lived herb.
959 *Ecology* 94:1378–1388.
- 960 Violle, C., M.-L. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel, and E. Garnier.
961 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116:882–892.
- 962 Wisdom, M. J., and L. S. Mills. 1997. Sensitivity Analysis to Guide Population
963 Recovery: Prairie-Chickens as an Example. *The Journal of Wildlife Management*
964 61:302.
- 965 Zucaratto, R., A. Santos Pires, H. Godoy Bergallo, and R. de C. Q. Portela. 2020.
966 Felling the giants: integral projection models indicate adult management to control
967 an exotic invasive palm. *Plant Ecology* 5.

968

969

970